Observations sur la structure des plantules chez les Phanérogames dans ses rapports avec l'évolution vasculaire;

PAR M. P.-A. DANGEARD.

Pour expliquer les nombreuses différences de structure que présentent, dans leur hypocotyle, les plantules des Phanérogames, deux théories principales étaient seules en présence, jusque dans ces dernières années.

La première en date, soutenue par Van Tieghem et illustrée par le Mémoire de Gérard[1] est bien connue : elle a été enseignée un peu partout dans les grands centres scientifiques, et la plupart des traités classiques la reproduisent avec des modifications sans importance; elle a donc fourni une belle carrière. Cette théorie est celle de la *rotation des faisceaux*; le passage de la disposition centripète du faisceau ligneux de la racine, à la disposition centrifuge du même faisceau dans la tige est expliqué par une simple rotation de 180° des éléments ligneux autour d'un pôle, formé du protoxylème.

La seconde théorie est celle du raccord. La jeune plante provenant de l'embryon comprend deux cotylédons et un axe hypocotylé : à l'extrémité inférieure de cet axe hypocotylé s'insère plus ou moins tardivement une racine; on a donc en présence, dans la plantule, deux parties ayant chacune sa structure propre.

La structure de la plantule, n'est donc, dans cette théorie, que l'expression de la mise en rapport des traces libéro-ligneuses cotylédonaires et foliaires avec les faisceaux ligneux et libériens de la racine.

Cette idée de Naegeli, adoptée par Bertrand[2], Lignier[3], Vuillemin[4], est à l'abri de toute critique.

1. GÉRARD, *Recherches sur le passage de la tige à la racine* (Ann. Sc. nat. Bot., 1881, t, XI).
2. BERTRAND (C.-Eg.), *Traité de Botanique*, p. 38.
3. LIGNIER, *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées*. Thèse, 1887, p. 29.
4. VUILLEMIN, *De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux*, Paris, 1884.

Malheureusement, dans l'application très limitée qui en avait été faite, des erreurs s'étaient glissées et, dans quelques cas, l'emploi d'une terminologie un peu spéciale retardait l'adoption de cette interprétation.

C'est en 1888, que frappé de cette lacune, nous avons appliqué la théorie du raccord, à l'examen anatomique d'un nombre assez considérable de plantules, appartenant à des familles différentes. Ce Mémoire a été pendant longtemps le seul travail d'ensemble s'appuyant sur cette théorie : les principales dispositions de mise en rapport des traces cotylédonaires avec les faisceaux ligneux et libériens de la racine y sont indiquées et brièvement caractérisées dans ce qu'elles ont d'essentiel[1].

M. Chauveaud est l'auteur d'une troisième interprétation que nous examinerons plus loin : mais il nous faut tout d'abord répondre brièvement à quelques critiques dont les dernières ont paru récemment dans ce Bulletin.

I

Dans notre travail de 1888, nous avons démontré comment, dans le cas le plus fréquent, celui d'une racine à deux faisceaux, la nervure médiane unique de chaque cotylédon se divise pour donner plus ou moins bas dans l'hypocotyle insertion à un faisceau ligneux de racine; nous avons eu bien soin de spécifier que « les deux moitiés restent séparées l'une de l'autre par un *intervalle de largeur variable*; si cet intervalle est considérable, l'insertion du faisceau de la racine aura lieu très bas et la tigelle sera longue; si au contraire, les deux faisceaux *sont incomplètement séparés* en pénétrant dans l'axe hypocotylé, le faisceau de la racine montrera ses *premières trachées sous les cotylédons* »; nous signalions ensuite l'angle variable fait par ces deux moitiés du « faisceau double »; si l'angle est très ouvert, comme chez plusieurs Renonculacées, les faisceaux se regardent par leur pointe[2].

M. Chauveaud n'était donc nullement en droit d'écrire dans

1. DANGEARD (P.-A), *Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine, chez les Dicotylédones* (Le Botaniste, série I).
2. DANGEARD (P.-A.), *loc. cit.*, p. 89.

son Mémoire de 1911 à propos des Chénopodiacées[1]. « Plusieurs genres de cette famille : *Chenopodium*, *Atriplex*, *Kochia*, etc. sont cités par Dangeard comme ayant deux faisceaux dans leur radicule et quatre traces cotylédonaires dans leur hypocotyle. Or, dans tous, l'hypocotyle ne présente que deux faisceaux vasculaires qui sont d'ailleurs continués directement de la radicule dans les cotylédons ». Dans une Note récente[2], M. Chauveaud revient sur ce point et nous attribue toujours la même erreur, contre l'évidence même, puisque c'est pour tous les cas semblables *que nous avons spécifié que les deux moitiés du faisceau libéro-ligneux* étaient incomplètement séparées et présentaient en leur milieu, à la base des cotylédons, *des vaisseaux de racine*.

Il nous est agréable de pouvoir placer en regard de l'appréciation de M. Chauveaud cette opinion de deux anatomistes qui se sont fait une spécialité de l'étude des plantules et ont publié de nombreux Mémoires sur ce sujet : « Dangeard has pointed out the similarity in the essentials of the seedling anatomy of *Saponaria*, *Atriplex*, *Chenopodium*, *Kochia*, *Salsola*, *Basella* and *Rivina* and so far as our observations overlap we are in agreement with him[3] », Cette confirmation toute récente, puisqu'elle date de janvier 1912, s'accorde mal avec les erreurs de numération qui nous sont si généreusement attribuées par notre excellent confrère et qui sont soulignées de façon expressive dans les termes suivants : « C'est pourquoi vous conviendrez sans doute avec moi qu'on ne peut accorder une bien grande valeur aux théories proposées par M. Dangeard, quand on les voit basées sur des observations aussi superficielles ».

Dans une seconde Note, le même auteur annonce[4], « que les faits ontogéniques contredisent les hypothèses des Phytonistes ». Étudiant le *Pinus sylvestris*, l'auteur constate que dans trois cotylédons situés dans le plan vertical des trois faisceaux ligneux de la racine, il y a des vaisseaux alternes et un vestige de canal

1. CHAUVEAUD, *L'appareil conducteur des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat. Bot., t. XIII, 1911, p. 310).

2. CHAUVEAUD, *Sur l'évolution vasculaire*. (Bull. Soc. bot. de Fr., t. LVIII, 1911, p. 706).

3. HILL and DE FRAINE, *The seedling structure Centrospermæ* (Ann. of Botany, vol. XXVI, janvier, 1912, p. 180).

4. CHAUVEAUD, (Bull. Soc. bot. de Fr., t. LIX, 1912, p. 4).

sécréteur jusqu'à la base de ces cotylédons; dans les trois autres cotylédons, ces vestiges et ces vaisseaux n'existent pas; il résulterait de là que ces trois derniers cotylédons seraient les premières feuilles.

Notre contradicteur semble ignorer que dans le *Pinus Pinea*, tous les cotylédons sans exception ont une structure identique à celle des trois cotylédons intercalaires du *Pinus sylvestris*; en suivant son raisonnement, tous ces cotylédons représenteraient des premières feuilles. En réalité, comme dans beaucoup d'autres cas, les prétendus vaisseaux alternes n'existent à la base des cotylédons que si le plan médian de ceux-ci correspond à un faisceau ligneux de racine, ce qui montre bien qu'il s'agit d'*éléments de raccord*, d'une *pénétration réciproque des structures*. Par exemple, dans le cas d'une racine à quatre faisceaux ligneux, on chercherait en vain du protoxylème radiculaire à la base des cotylédons chez les faisceaux latéraux et cependant ces faisceaux, d'un cotylédon à l'autre jouent exactement le même rôle que le faisceau médian dédoublé qui présente souvent ces formations au même niveau.

On sait d'autre part que nous avons émis[1] sur l'origine probable des cotylédons multiples chez les Gymnospermes deux hypothèses dont l'une est précisément celle qui fait intervenir, une intercalation des premières feuilles, alors que l'autre, beaucoup plus plausible, selon nous, attribue le nombre variable des cotylédons à une *lobation* de deux larges cotylédons, comme chez les *Araucaria*.

La conclusion de notre confrère est celle-ci : « Les faits exposés contredisent absolument les hypothèses de M. Dangeard. C'est donc avec raison qu'on doit le comprendre parmi les Phytonistes qui ont décrit à l'envers l'évolution vasculaire ».

En écrivant cette déclaration, l'auteur a oublié, sans doute qu'il avait fait — ce qui nous rassure — une critique du même genre, formulée presque exactement dans les mêmes termes, à l'ensemble des anatomistes et des morphologistes de tous les pays : aussi ne manquerons-nous pas de la reproduire dans sa forme intégrale :

1. DANGEARD, *Recherches sur les plantules des Conifères* (Le Botaniste, série III, 1892, p. 195-196).

« *Les partisans de la théorie des phytons chez les Phanérogames regardent la disposition superposée de la feuille, comme la disposition initiale et ils lui font succéder les autres dispositions, en particulier la disposition alterne de la racine. Ils supposent donc une marche précisément inverse de celle qui est réalisée dans l'ontogénie* ».

De même, « *La plupart des partisans de la théorie stélique regardent la disposition superposée de la tige comme une disposition primitive, alors que dans l'ontogénie, elle succède à la disposition alterne qui ne doit pas par conséquent lui être comparée...*

Il est assez pénible de constater le défaut d'optique que révèle cette prétendue constation : après les travaux de Renault, de Bertrand, de Scott, de Williamson, de Potonié, de Zeiller, de Worsdell, etc., aucun anatomiste n'ignore que la *disposition superposée* de la feuille et de la tige, chez les Phanérogames, n'est pas une disposition primitive, une disposition initiale.

Avant d'écrire que les Phytonistes font succéder en évolution, la disposition alterne de la racine à la disposition superposée des faisceaux collatéraux, il eût été prudent de consulter leurs travaux : la citation suivante est instructive à cet égard : « Il est permis de croire que ces stolons, ces rhizomes (*Nephrolepis*, *Psilotum*, *Tmesipteris*) nous conduisent directement à la racine : les racines seraient des axes ordinaires, qui, par leur mode de végétation, sous l'influence du milieu, ont perdu les feuilles proprement dites : dans le phyton, seuls les rachis auraient persisté. ÉVIDEMMENT, *les racines ne sont pas des axes caulinaires de Dicotylédones ou de Monocotylédones modifiés : ce développement centripète du protoxylème, l'analogie du cylindre central avec les stèles des Cryptogames vasculaires, indiquent suffisamment que la modification a porté sur des axes de Cryptogames vasculaires; c'est la conclusion à laquelle nous conduirait également l'étude de la végétation à la surface du globe* ».

Qui donc protestait ainsi d'avance, dès 1889 [2], contre l'idée d'une succession en évolution du stade alterne de la racine, au

1. CHAUVEAUD, *L'appareil conducteur des plantes vasculaires* (Ann. Sc. nat. Bot., IX série, t. XIII, 1911, p. 166).

2. DANGEARD (P.-A.), *Recherches de morphologie et d'anatomie végétales* (Le Botaniste, 1re série, p. 179).

stade superposé de la tige des Dicotylédones et des Monocotylédones? C'est précisément celui qui est accusé en 1912, d'avoir décrit l'évolution vasculaire à l'envers.

II

Examinons la nouvelle interprétation que M. Chauveaud oppose à la nôtre, lorsqu'il s'agit de comprendre non seulement la structure des plantules, mais l'évolution vasculaire de la plante tout entière.

A. — L'erreur première de l'auteur est contenue dans une Note sur la structure des plantes vasculaires, publiée en 1901 : toutes les conséquences inexactes qui en découlent se trouvent dans le Mémoire d'ensemble de 1911 [1].

Cette erreur consiste à attribuer au cotylédon du Radis la même structure primaire alterne qu'à la racine : il n'y a donc pas, selon l'auteur, une disposition primaire de l'appareil conducteur propre à la racine et un autre propre à la tige et à la feuille.

On distingue, pour chacun de ces organes, une succession de trois phases; la structure primaire à structure de racine; la structure intermédiaire ou seconde phase, et la troisième phase ou structure superposée.

Ce point de départ, *exige comme base de la théorie tout entière, l'existence de plantes primitives, ancêtres des Phanérogames, qui auraient possédé dans tous leurs organes, racine, tige, feuille, la structure alterne telle qu'elle est conservée actuellement dans la racine : le bois et le liber auraient été disposées en groupes séparés.*

Cette première phase, à structure alterne, se rencontre seule, « par arrêt des deux autres » dans un certain nombre de plantes, à une période quelconque de l'évolution.

« Alors, écrit l'auteur, l'appareil conducteur se trouve réduit à la seule disposition alterne qui correspond à cette première phase. C'est le cas qui se trouve réalisé dans la racine de Monocotylédones, ainsi que dans la tige de certaines Crypto-

1. CHAUVEAUD, *L'appareil conducteur des plantes vasculaires*, loc. cit., p. 167.

games, telles que *Lycopodium* et *Selaginella* » (*loc. cit.* p. 238).

Avant d'aller plus loin, il est nécessaire de faire cette constatation un peu troublante : la base sur laquelle l'auteur s'appuie, *n'existe point.*

Il est impossible, en effet, de considérer la structure de la tige chez les *Selaginella* et les *Lycopodium*, comme une structure alterne semblable à celle de la racine; nous avons décrit, en détail, dans ces plantes, les faisceaux foliaires, les faisceaux caulinaires et la formation des stèles : le protophloème accompagne les pointements de protoxylème [1].

D'une façon générale, on peut dire que chez les Ptéridophytes les cordons libéro-ligneux, quelle que soit la terminologie employée, sont entourés de liber : c'est ce qui explique pourquoi on les considère encore souvent sans autre distinction comme des faisceaux concentriques : « Die Geffassbundel der Pteridophyten sind überwiegend nach dem konzentrischen Typus gebaut [2] ». Lorsque leurs dimensions sont réduites, comme dans les feuilles des Lycopodiacées, le rhizome des *Hymenophyllum*, ces cordons se montrent avec la structure concentrique ou collatérale ; mais le bois et le liber sont associés et non disposés en groupes séparés.

En réalité, la marche de l'évolution semble bien avoir été celle-ci :

La racine a pris naissance, au cours de l'évolution par la transformation dans sa partie inférieure d'une tige à structure semblable à celle des *Tmesipteris*, des *Psilotum*, des *Lycopodium* ou des *Selaginella*, en un rhizome dépourvu de feuilles et recouvert de poils absorbants : un tel rhizome, en l'absence de toute racine, existe encore chez les *Tmesipteris* [3].

La structure alterne de la racine a été réalisée très simplement par la disparition, en face des pointements de protoxylème, du protophloème qui l'accompagnait : cette disparition du liber superposé au protoxylème, correspond à l'absence de feuilles et au rôle spécial dévolu à la racine. Tout ce que nous savons de

1. DANGEARD (P.-A), *Essai sur l'anatomie des Cryptogames vasculaires* (Le Botaniste, série I, p. 211).

2. SCHENCK, dans *Lehrbuch der Botanik von Strasburger*, 1908, p. 370.

3. DANGEARD (P.-A.). *Le rhizome des* Tmesipteris (Compt. rend. Acad. Sc., 1898). (Le Botaniste, série II, p. 163-182).

l'étude des Ptéridophytes, nous montre que les ancêtres des Phanérogames avaient leur protoxylème et leur liber *intimement associés*, dans la tige et les feuilles, *premiers organes de l'embryon*; la structure alterne de la racine, comme la racine elle-même, sont le résultat d'une adaptation.

Tandis que la racine conservait désormais sans changement sa structure alterne acquise, bien adaptée à son rôle nouveau, la tige et les feuilles, subissaient, au cours de l'évolution, des transformations dans la structure de faisceaux, qui les faisant passer par la disposition diploxylée, les conduisaient finalement au stade de « faisceaux collatéraux ».

On saisit immédiatement la différence entre le point de départ choisi par M. Chauveaud et le nôtre; celui-ci est conforme à ce que l'on sait du développement de l'embryon et de l'ordre d'apparition des organes : il s'appuie sur des données certaines touchant l'anatomie des Ptéridophytes et les modifications qu'elle a subies. (*A suivre*).

M. Moreau, en son nom et au nom de Mme Moreau, fait la communication ci-après :

Sur l'action des différentes radiations lumineuses sur la formation des conidies du *Botrytis cinerea* Pers.;

PAR M. ET Mme FERNAND MOREAU.

Le *Botrytis cinerea* a été souvent employé par les physiologistes pour étudier la façon dont se comportent les protoplasmes incolores sous les différentes radiations lumineuses. On s'est attaché surtout à rechercher l'action des lumières diversement colorées sur la production des spores de ce Champignon.

Les résultats auxquels ces recherches ont conduit sont contradictoires : Costantin[1] pense que le Champignon fournit indifféremment des spores sous les lumières bleue violette ou jaune rouge; Klein[2] reconnaît aux rayons violets et bleus une

1. COSTANTIN (J.), *Note sur la culture de quelques Champignons* (Bull. Soc. bot. de Fr., 1889, p. 112-114).

2. KLEIN (L.), *Ueber die Ursachen der ausschliesslich nächtlichen Sporenbildung von* Botrytis cinerea. Bot. Zeit., 1885, p. 6-15.